

УДК 576.895.121

ВОЗДЕЙСТВИЕ ПРОЦЕРКОИДОВ
TRIAENOPHORUS NODULOSUS НА БИОЛОГИЮ
ИХ ПЕРВЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ
CYCLOPS STRENUUS

Б. И. Куперман, В. К. Киреев

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок

Экспериментально изучено влияние процеркоидов *T. nodulosus* на сроки метаморфоза, плодовитость, выживаемость и способность к заражению *C. strenuus* на всех копеподитных стадиях (с I по V).

Проблема взаимоотношений паразита и хозяина одна из наиболее важных и сложных в современной паразитологии. Большинство работ, посвященных воздействию цестод на хозяев, содержит в основном сведения о фазах развития, протекающих в позвоночных. Исследования о влиянии цестод на физиологические и биохимические функции и некоторые стороны биологии беспозвоночных, в которых развиваются первые личиночные стадии паразита, очень немногочисленны (Кулаковская, 1962; Дубинина, 1966; Klekowski, Guttowa, 1963; Kennedy, 1972; Ялышская, 1972; Куперман, 1973). В настоящей работе была поставлена задача выяснить экспериментально воздействие процеркоидов *Triaenophorus nodulosus* на некоторые биологические показатели *Cyclops strenuus*, первого промежуточного хозяина этого паразита в природе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Циклопы, отловленные в прибрежье Рыбинского водохранилища, были разделены на группы по возрастным копеподитным стадиям, благодаря чему достигалась однородность материала. Корацидии для заражения раков были получены из культуры яиц *T. nodulosus*, выделенных из половозрелых червей с января по июнь. Метод культивирования яиц и корацидии подробно описан ранее (Куперман и Монаков, 1972).

Заражение циклопов производилось в стаканчиках объемом 200 мл с артезианской водой при температуре 18—20°. К циклопам, отсаженным по 25—35 экз. в каждом сосуде, добавляли корацидии. Через час после начала заражения воду в стаканчиках полностью меняли, достигая этим одновременного заражения всей группы циклопов при небольшой интенсивности заражения (4—6 процеркоидов в полости тела одного рака). Затем в каждый стаканчик рассаживали по 15 циклопов с указанной интенсивностью заражения. Были проведены 4 серии опытов (3 серии весной и летом и 1 — зимой), в которых использовались циклопы на I—V копеподитных стадиях. Каждая серия опытов включала все возрастные группы (от I до V) и проводилась в двух повторностях. Одновременно ставился контроль из незараженных циклопов соответствующей копеподитной стадии. Всего в первой части опытов участвовало 600 зараженных и 300 контрольных копеподитов *C. strenuus*.

Для получения высокой интенсивности заражения были использованы копеподиты IV и V стадии. В этом случае к циклопам добавляли значительно большее количество корацидиев, чем в первой части опытов, и заражение проходило в течение 5—6 часов. После достижения высокой интенсивности инвазии (15—18 процеркоидов в ракке) их рассаживали по 15 экз. в каждый сосуд. К каждой из возрастных групп копепод также ставили контроль. Всего в этой части опытов исследовано 240 зараженных и 120 контрольных циклопов.

Сроки метаморфоза зараженных циклопов по сравнению с незараженными в контроле учитывались для каждой возрастной группы и на всех стадиях развития, начиная со следующей после заражения и до появления у самок яйцевых мешков. Аналогичным образом изучали влияние заражения на плодовитость копепод.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты показали, что первыми промежуточными хозяевами этой цепочки могут быть не только взрослые особи и копеподиты IV, V стадий, как указывалось многими авторами ранее (Guttowa, 1961; Michajlow, 1962; Дубинина, 1966), но и ракки более ранних возрастов (I—III), в полости тела которых процеркоиды достигают инвазионного состояния (табл. 1).

Таблица 1

Результаты заражения *Cyclops strenuus* процеркоидами *Triaenophorus nodulosus* в зависимости от стадии развития и величины циклопов

Копеподитная стадия, пол	Заражено (в %)	Средняя интенсивность заражения	Размеры циклопа (в мм)	Размеры процеркоидов (в мкм)
I	60	1.7	0.67	130—180
II	67	2.2	0.7	160—200
III	85	3.5	0.8	180—230
IV	100	4.8	0.9	180—290
V	100	5.1	1.1	220—360
♀	100	4.0	—	—
♂	100	2.6	—	—

Как следует из полученных данных, копеподиты ранних возрастов (I—III стадии) достигают высокой степени заражения (60—85 %) при средней интенсивности — 1.7—3.5 процеркоида в циклопе. Следует отметить четкую зависимость степени интенсивности заражения циклопов от их возрастной стадии. Как видно из табл. 1, зараженность и число процеркоидов в раках последовательно увеличивается с I по V копеподитную стадию. Наблюдается различие в интенсивности заражения между самцами и самками циклопов на взрослой стадии. Эти данные подтверждают факт влияния возраста и пола на степень и интенсивность инвазии копепод (Michajlow, 1953; Watson a. Price, 1960; Куперман, 1973). Величина процеркоидов зависит как от интенсивности заражения, так и от объема полости тела раков, что показано нами на разных возрастных стадиях циклопов.

Проведенные эксперименты показали наличие существенного воздействия процеркоидов *T. nodulosus* на развитие циклопов, преимущественно на ранних копеподитных стадиях. Это прежде всего проявляется в значительном удлинении сроков метаморфоза зараженных копеподитов даже при сравнительно небольшой интенсивности инвазии. Длительность прохождения отдельных стадий копеподитов увеличивается со стадии, следующей после заражения, в результате чего увеличивается и общий период развития (табл. 2).

Как видно из табл. 2, срок метаморфоза циклопов от I копеподитной стадии, на которой произошло заражение, до взрослой составляет 42

Таблица 2
Сроки развития *Cyclops strenuus*, зараженных на разных стадиях метаморфоза
(в днях)

Стадия заражения	Продолжительность стадии развития					Общий срок развития
	II	III	IV	V	Половозрелая	
Низкая интенсивность заражения						
I стадия						
Опыт	6	7	12	11	6	42
Контроль	3	4	6	11	6	30
II стадия						
Опыт	7	8	12	6	33	
Контроль	6	7	12	6	31	
Высокая интенсивность заражения						
IV стадия						
Опыт				11	8	19
Контроль				8	7	15
V стадия						
Опыт					8	8
Контроль					7	7

дня, что на 12 дней больше, чем у незараженных раков. Запаздывание в переходе на следующую стадию начинается уже у копеподитов II стадии и равно 3 дням; у копеподов III стадии — 2 дням и у копеподов IV стадии — 6 дням. Срок развития на V копеподитной стадии в опыте и в контроле совпадает.

При заражении копеподитов II стадии отмечено менее резкое отклонение в сроках метаморфоза между опытными и контрольными экземплярами. Длительность развития зараженных раков от II стадии до взрослой равна 33 дням, что на 2 дня больше, чем у незараженных за тот же период развития.

У циклопов, зараженных на III, IV и V копеподитной стадиях, при низкой интенсивности заражения не обнаружено отклонений в сроках метаморфоза по сравнению с неинвазированными раками соответствующих возрастных групп. В то же время в экспериментах с высокой интенсивностью заражения (15—18 процеркоидов в раке), которую получили у копеподит IV, V стадий, происходит задержка в развитии по сравнению с контрольными (табл. 2). Для копеподитов, зараженных на IV стадии, на дальнейшее развитие потребовалось 19 дней, что на 4 дня больше, чем у контрольных; копеподиты V стадии достигали половой зрелости с задержкой на 1 день.

Сравнение многочисленных данных по выживаемости копеподитов *C. strenuus*, инвазированных на всех стадиях их развития, с контрольными показало, что процеркоиды *T. nodulosus* не вызывают гибели хозяина даже при высокой интенсивности заражения. Продолжительность жизни циклопов в опыте и контроле совпадают.

Плодовитость — один из наиболее важных показателей жизнедеятельности циклопов. Влияние процеркоидов *T. nodulosus* на плодовитость *C. strenuus* определялась по количеству яиц у самок, полученных в результате метаморфоза зараженных копеподитов различных возрастных групп (I—V). Проведенные эксперименты показали, что при небольшой интенсивности заражения существенных отклонений в плодовитости между контрольными и опытными циклопами всех возрастных групп не происходит.

Однако при большой интенсивности заражения отмечено существенное воздействие паразита на плодовитость самок, зараженных на стадии копеподитов IV. Среднее число яиц у этих самок равно 24, что на 6 яиц меньше, чем у незараженных в контроле.

ОБСУЖДЕНИЕ

Высокая зараженность в эксперименте и выявление естественной инвазии *C. strenuus* личинками псевдофилидных цестод позволили считать этот вид циклопов их основным промежуточным хозяином (Michajlow, 1953; Guttowa, 1963; Куперман и Монаков, 1972).

Как следует из наших опытов, заражение циклопов может происходить уже на ранних этапах метаморфоза: копеподиты I—III стадий легко заражаются и в полости тела их процеркоиды *T. nodulosus* достигают инвазионного состояния. Следовательно, не только половозрелые особи *C. strenuus* и копеподиты IV, V стадий, но и ракки более ранних возрастов (I—III) могут служить первыми промежуточными хозяевами *Triaenophorus* и, возможно, других цестод.

Установлена тесная корреляция между степенью и интенсивностью инвазии и стадией развития копеподитов, возрастающих от I до V стадий. Относительно небольшой интенсивности заражения (4—6 процеркоидов в ракке) достигают копеподиты всех возрастных групп, высокая интенсивность (15—18 процеркоидов) отмечена только у копеподитов IV, V стадий. Выживаемость зараженных циклопов при разной интенсивности не отличалась от таковой у незараженных. По всей вероятности, отношения в системе «*T. nodulosus*—*C. strenuus*», сложившиеся в процессе длительной совместной эволюции, достигли относительного равновесия; это не означает, однако, что они не могут нарушаться.

Проведенные нами исследования показали, что на каждой из возрастных стадий развитие циклопов отношения между паразитом и хозяином могут проявляться по-разному, что находит выражение в нарушении важных биологических функций. Даже при слабой интенсивности заражения *T. nodulosus* у копеподитов I и II стадий наблюдалось значительное увеличение сроков развития на всех последующих стадиях. У ракков IV и V стадий тенденция к увеличению сроков метаморфоза проявилась лишь при высокой интенсивности инвазии. Присутствие небольшого числа паразитов не отразилось на плодовитости ракков всех возрастных групп и вызвало значительное снижение ее при высокой интенсивности инвазии.

На примере изучения таких важных биологических показателей, как метаморфоз и плодовитость, можно видеть, что система паразит—хозяин весьма пластина. Относительное динамическое равновесие в системе «*T. nodulosus*—*C. strenuus*» в определенных условиях может нарушаться. На ранних копеподитных стадиях *C. strenuus* эта система менее устойчива, в результате чего даже слабое заражение ракков приводит к существенному увеличению сроков метаморфоза. На более поздних копеподитных стадиях к увеличению сроков развития приводит лишь высокая интенсивность заражения циклопов.

Приведенные материалы могут свидетельствовать о сложности и многообразии отношений в системе паразит—хозяин, возникших в процессе их совместной эволюции.

Л и т е р а т у р а

Дубинина М. Н. 1966. Ремнцы Cestoda : Ligulidae фауны СССР. М.—Л. : 1—261.
Кулаковская О. П. 1962. Развитие гвоздичников (Catyophyllaeidae, Cestoda) в промежуточном хозяине. Зоолог. журн., 41 (7) : 986—992.
Куперман Б. И. 1973. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л. : 1—208.
Куперман Б. И. и А. В. Монаков. 1972. Первые промежуточные хозяева ленточных червей рода *Triaenophorus* (Pseudophyllidea). Паразитолог., 6 (3) : 274—282.

Я лы н с к а я Н. С. 1972. О влиянии личинок гельминтов на физиологию роста гаммарусов-хозяев. В кн.: I Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам вод. беспозвоночных. Львов. Univ. : 100—102.

G u t t o w a A. 1961. Experimental investigations on the systems «procercoids of *Diphyllobothrium latum* (L.) — Copepoda». Acta parasitolog., Polon., 9 (25) : 371—408.

G u t t o w a A. 1963. Natural focus of infection of plankton crustaceans with procercooids of *Diphyllobothrium latum* L. in Finland. Acta parasitolog., Bolon., 11 (10) : 145—152.

K e n n e d y C. R. 1972. The effect of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* upon production and respiration of its intermediate host. Parasitolog., 64 : 485—499.

K l e k o w s k i R. Z. and A. G u t t o w a. 1968. Respiration of *Eudiaptomus gracilis* infected with *Diphyllobothrium latum*. Exp. Parasitolog., 22 : 279—287.

M i c h a j l o w W. 1953. O stosunkach wewnatrzgatunkowych populacjach procerkoïdów *Triaenophorus lucii* (Müll.). Acta parasitolog. Polon., 1 (1) : 1—28.

M i c h a j l o w W. 1962. Species of the genus *Triaenophorus* (Cestoda) and their hosts in various geographical regions. Acta parasitolog. Polon., 10 (1) : 1—36.

W a t s o n N. H. F. and J. L. P r i c e 1960. Experimental infections of cyclopid copepods with *Triaenophorus crassus* (Forel) and *Triaenophorus nodulosus* (Pallas), Canad. J. Zoolog., 38 : 345—356.

THE EFFECT OF PROERCOCIDS OF TRIAENOPHORUS
NODULOSUS ON THE BIOLOGY OF THEIR FIRST
INTERMEDIATE HOSTS, CYCLOPS STRENUUS

B. I. Kuperman, V. K. Kireev

S U M M A R Y

The effect of procercoids of *T. nodulosus* on the periods of metamorphosis, fecundity, survival and the capacity to infect *C. strenuus* at all copepodid stages (I—V) was studied experimentally. It has been first shown that early copepodid stages (I—III) can be easily infected and serve as first intermediate hosts of *T. nodulosus*. Under the effect of the parasite the metamorphosis periods of the I and 2-nd copepodid stages increase considerably even at the low infection intensity while at the IV and V copepodid stages — only at the high infection intensity. If the infection takes place at the IV copepodid stage the female fecundity decreases even at a high infection intensity. The life span of infected and noninfected cyclops coincides.

At early developmental stages the relations in the system «*T. nodulosus*—*C. strenuus*» manifest themselves in different ways and result in the breach of the important biological function of the host.
